Aus der entwicklungsgeschichtlichen Abteilung des anatomischen Instituts zu Breslau.

Über den Einfluss der Elimination der embryonalen Augenblasen auf die Entwicklung des gesamten Organismus,

und im besonderen der Kopfregion und des Gehirns

bei Rana fusca.

Inaugural-Dissertation,

welche mit Genehmigung der

Hohen Medizinischen Fakultät der Kgl. Universität Breslau

zur Erlangung der Doktorwürde

in der

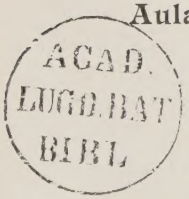
Medizin und Chirurgie

am

Dienstag, den 18. Oktober 1904, vorm. 12½ Uhr

in der

Aula Leopoldina der Universität



öffentlich verteidigen wird

Ernst Steinitz,
approb. Arzt.

Opponenten:

Dr. Gerhard Hahn, Vol.-Assist. an der Inneren Abteilung des Allerheiligen-Hospitals.

Walter Redlich, Assistenzarzt am Sanatorium Charlottenhaus.

Breslau 1904.
Druck der Breslauer Genossenschafts-Buchdruckerei, E. G. m. b. H.

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät der Universität Breslau.

Referent: Prof. Dr. Schaper.
Korreferent: Prof. Dr. Hasse.

Ponfick, Dekan.

Meiner lieben Mutter

und dem

Andenken meines teuren Vaters!

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543101_0050

Seit neben der deskriptiven Embryologie, welche die einzelnen Entwicklungsvorgänge sehr genau kennen lehrte, aber über den kausalen Zusammenhang des Geschehens im allgemeinen nur wenig Aufschluss zu geben vermochte, die experimentelle embryologische Forschung sich einen Platz verschafft hatte, trat unter anderem in den Vordergrund des Interesses das Problem der gegenseitigen Beziehungen der einzelnen Organe und Organteile während der Zeit ihrer Entwicklung.

Waren schon die Wechselbeziehungen der Organe im allgemeinen Gegenstand vielfacher Diskussion, so konnte am schwersten über die Beziehungen des Nervensystems zu dem übrigen Organismus Klarheit geschafft werden. Die Frage war: Übt das Nervensystem während der Entwicklung einen regulatorischen Einfluss auf die Organdifferenzierung aus oder nicht? — Die Versuche, welche zur Beantwortung dieser Frage herangezogen wurden — es handelt sich um einen Teil der Bornschen Verwachsungs- und Defektversuche — machten es allerdings im höchsten Grade wahrscheinlich, dass ein solcher Einfluss nicht, wie man bis dahin meist annahm, existiere. Doch konnten diese Experimente nicht als ausschlaggebend angesehen werden, weil die in ihnen gebotenen Verhältnisse nicht klar genug lagen; es war nämlich bei den Bornschen Versuchstieren zwar kein intaktes Zentralnervensystem vorhanden, aber doch stets Segmente desselben, welchen

immerhin eine regulierende Wirksamkeit bei dem Differenzierungsprozess hätte zugeschrieben werden können.

Eindeutigere Resultate musste man erhalten, wenn es gelang, das ganze Centralnervensystem oder bestimmte Teile desselben zu entfernen und den Einfluss dieser Elimination auf die weitere Entwicklung festzustellen. Solche Experimente sind mit dem gewünschten Erfolge von Schaper und später von anderen Forschern angestellt worden. Sie bestätigten die Richtigkeit der Schlüsse, die aus Borns Versuchen zu ziehen versucht worden war.

Alle diese Experimente jedoch,[1]) entfernten nur Teile des Zentralnervensystems, die zufällig räumlich zusammenlagen, es wurde durch das Messer oder Glüheisen die Grenze zwischen Zerstörtem und Erhaltenem gesetzt, ohne dass eine Berücksichtigung morphologischer oder gar physiologischer Grenzen möglich gewesen wäre. Infolgedessen wurden Teile vieler physiologischer Systeme eliminiert, und es liess sich nie feststellen, welchen Einfluss die vollständige und isolierte Beseitigung irgend eines dieser Systeme haben würde. Dieser Erfolg ist nur zu erreichen, indem man den Eingriff mehr an die Peripherie verlegt und durch die Entfernung eines peripheren Teiles mittelbar einen bestimmten Abschnitt des Centralnervensystems funktionell ausschaltet. Von den hierfür in Betracht kommenden Teilen bietet das Auge bei weitem die günstigsten Verhältnisse. Das Auge ist beim Frosche, dem klassischen Versuchsobjekte, das wichtigste Sinnesorgan, und zugleich ist es verhältnismässig leicht zu entfernen. Seine Beseitigung musste am ehesten deutlich erkennbare Abänderungen der Entwicklung in die Erscheinung treten lassen, wenn solche überhaupt als Folge eintreten sollten.

Wurden daher Froschlarven auf frühen Entwicklungsstadien die Augen entfernt, und gelang es, die Tiere noch einigermassen beträchtliche Zeit am Leben zu erhalten,

[1]) Mit Ausnahme des einen später beschriebenen Schaperschen Versuches.

so war die oben als erstrebenswert bezeichnete Form des Experiments erreicht, und man konnte bei der exakten Fragestellung desselben neue wertvolle Aufschlüsse über die Beziehungen des Nervensystems zur Entwicklung erwarten.

Von diesen Gesichtspunkten aus wurden die Experimente unternommen, mit denen sich die vorliegende Arbeit beschäftigt.

Der Besprechung der Versuche selbst, welche nur mit bestimmter Spezialisierung sich mit der allgemeinen Frage nach den Beziehungen der sich entwickelnden Organe zueinander beschäftigen, möchte ich eine kurze Erörterung dieser allgemeinen Fragen vorausschicken, um dem mit dem Gebiete nicht vertrauten Leser die Bedeutung der aufgestellten Frage: wie weit reicht die abhängige Differenzierung, wie weit die selbständige Differenzierung? verständlich zu machen.

In zwei Arten von Vorgängen lässt sich die Entwicklung eines Organismus in der Hauptsache auflösen: die Zellteilung und die Zelldifferenzierung. Die eigentlichen Ursachen der Zellteilung und der Differenzierung entziehen sich zunächst noch völlig unserer Kenntnis. Um diesem Ziele überhaupt näher zu kommen, mussten zunächst diejenigen Momente erforscht werden, welche auf diese Vorgänge irgend einen Einfluss ausüben und somit Komponenten der wirkenden Kräfte darstellen.

Wenn man es also schon bis auf weiteres als gegeben annehmen muss, dass die Zellen sich teilen und differenzieren — d. h. ihrer Mutterzelle unähnlich werden — so erscheint als ein näheres, aber doch sehr erstrebenswertes Ziel die Beantwortung der Frage, warum die vielen Zellen gleicher Abkunft, welche durch die Teilung einer einzigen Zelle (der Eizelle) entstehen, sich nicht in gleicher Weise und zu gleichen Endprodukten differenzieren, sondern in diesem Differenzierungsprozess ganz verschiedene Wege einschlagen. Es müssen also hier Verschiedenheiten in den wirkenden Kräften vorliegen, und zwar kann der Unter-

schied in der ungleichen (morphologischen oder chemischen) Konstitution der Zellen bestehen, oder es können ungleiche, ausserhalb der einzelnen Zellen gelegene Momente auf dieselben einwirken.

Die Erklärung, die man zunächst gab, ist folgende: diese Differenzierung von Zellen und Zellkomplexen zu den verschiedenartigsten Teilen eines Organismus, welche nach dem Prinzipe der Arbeitsteilung zur Erhaltung desselben zusammenwirken, ist bedingt durch die Lage der einzelnen Teile und Zellen zueinander; sie ist, wie man auch zu sagen pflegt, eine Funktion des Ortes. — Es liegt hierin tatsächlich eine Verschiedenheit, denn die Lagebeziehungen einer bestimmten Zelle des Organismus sind verschieden von der aller anderen, und die Lage einer Gruppe von Zellen ist wiederum verschieden von der einer andern Gruppe. — Nach dieser Auffassung sind alle Zellen gleich konstituiert, jede einzelne für sich genommen, trägt dieselben Entwicklungskräfte in sich wie jede andere, und nur die Lage, d. h. ein von allen übrigen Zellen ausgehender, also von aussen kommender Einfluss bewirkt die ganz bestimmte Differenzierung. Es entwickeln sich nach dieser Ansicht alle Teile in enger Abhängigkeit voneinander. Der Schritt von einer Entwicklungsstufe zur andern wird für den einen Teil reguliert durch das Vorhandensein und den Entwicklungszustand aller andern Teile: Prinzip der „abhängigen Differenzierung“ oder der „korrelativen Entwicklung“.

Diesen „Beziehungen“ der Teile zueinander liegt natürlich in letzter Linie ein funktionelles Moment zugrunde: die Zellen müssen behufs gemeinsamer Ausübung ihrer Funktion zusammen passen; die an einer bestimmten Stelle gelegene Zelle, welche bestimmte „Lagebeziehungen“ zu den übrigen Zellen hat, muss sich in bestimmter Weise differenzieren, weil sie ja mit diesen anderen Zellen gemeinsam ein funktionssüchtiges Ganzes bilden soll, und weil es dafür notwendig ist, dass an dieser Stelle ein ganz bestimmtes Organ oder ein bestimmter Organteil sich be-

findet.[1]) Daher auch die Bezeichnung „funktionelle Entwicklung“ gleichbedeutend mit abhängiger Entwicklung.

Eine Funktion gleichzeitig mit dem Entwicklungsvorgange ist nun stets vorhanden in der Phylogenese. Hier ist daher in den Differenzierungs- und Gestaltungsvorgängen die funktionelle, abhängige Entwicklung sicher das allein herrschende Prinzip. Hier kann jede neue morphologische Entwicklungsstufe nur dadurch erreicht werden, dass sie funktionell sich von der früheren unterscheidet, und zwar muss, wenn die Veränderung vielleicht auch unmittelbar nur ein einzelnes Organ betrifft, dadurch die Funktionsweise des Ganzen sich ändern. Die Änderung der Funktion des einzelnen Organs wirkt also auf die Funktion des Ganzen ein, die Änderung hat nur dadurch einen Sinn, dass sie die Funktionstüchtigkeit des Ganzen ändert (hebt), also nur durch ihre Beziehung zum Ganzen. Damit ist es aber zugleich gegeben, dass die Veränderung der Funktion auch abhängig ist von dem Ganzen, und somit auch die morphologische Veränderung abhängig von dem Vorhandensein und dem Zustande des Ganzen.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei der Ontogenese. Bei dieser ist (biogenetisches Grundgesetz!) der phylogenetische Entwicklungsgang verändert und abgekürzt, weil es nicht darauf ankommt, dass jedes Stadium funktionstüchtig ist. Hier findet für eine kürzere oder längere Strecke Entwicklung statt, ohne dass die Spur einer Funktion vorhanden wäre. Nur hier und da kann man an eine vorhandene, obschon nicht deutlich nachweisbare Funktion, denken. — Hierher zählen auch die behaupteten Beziehungen des Centralnervensystems zu den peripheren Organen. — Für die Mehrzahl der bei den ontogenetischen Vorgängen etwa anzunehmenden Korrelationen fehlt hingegen jede Grundlage. Will man sie dennoch allgemein aufrecht erhalten, so muss man, da von funktionellen Beziehungen im

[1]) Der Kürze des Ausdrucks wegen bediene ich mich hier teleologischer Redewendungen.

allgemeinen nicht die Rede sein kann, besondere, für uns noch nicht begreifbare Beziehungen annehmen.

So einfach und natürlich also die Annahme der abhängigen Differenzierung für die stammesgeschichtliche Entwicklung ist, so wenig befriedigend erweist sie sich bei näherem Zusehen für die Einzelentwicklung. Hier können wir, anstatt eines immer aufs neue wirkenden Einflusses der Zellen aufeinander, annehmen, dass die einzelne Furchungszelle Kräfte mit auf den Weg bekommt, welche ihr gestatten, unabhängig von allen anderen sich bis zu einem gewissen Stadium zu entwickeln. Die Annahme der abhängigen Differenzierung würde hier bedeuten, dass in jeder Ontogenese der Entwicklungsgang aufs neue Schritt für Schritt von dem sich entwickelnden Embryo erkämpft wird; aber der Fortschritt in der Reihe der Organismen beruht ja gerade darauf, dass dem jungen Sprössling der Kampf der Vorfahren zum grössten Teile erspart bleibt. Zur neuen Stufe gelangt die phylogenetische Entwicklung dadurch, dass der Nachkomme durch ererbte Kräfte sozusagen mühelos bis zu einer gewissen Höhe der Entwicklung gebracht wird, dass er seine Kräfte erst dann einzusetzen braucht zu individueller fortschrittlicher Entwicklung. Je höher wir also in der Organismenwelt hinaufsteigen, um so bedeutender muss die Mitgift an Kräften sein, welche der einzelne Teil auf den Entwicklungsgang mitbekommt, um so grösser das Gebiet der selbständigen Differenzierung. Daher reicht ja auch in der Tat die Entwicklungsperiode, in welcher der werdende Organismus der Aussenwelt entrückt ist, in welcher für die meisten Organe von einer Funktion keine Rede sein kann, und in welcher deshalb die Annahme einer abhängigen, korrelativen Entwicklung sehr gezwungen wäre, bei den höheren Organismen so viel weiter.

So legt schon die einfache Überlegung die Annahme nahe, dass in der Einzelentwicklung nicht lediglich die Verschiedenheit der Lage die verschiedene Laufbahn der Zellen bestimmt, sondern dass die Zellen an und für sich

verschieden sind, dass jede in ihrer eigenen morphologischen oder chemischen Zusammensetzung die Fähigkeit besitzt, sich zu einem bestimmten Teile des Organismus bis zu einer gewissen Stufe zu entwickeln.

Diese Anschauungen stehen in vollem Einklange mit den Resultaten der experimentellen Forschung.[1]) Roux ist es, der für die oben entwickelte Auffassung theoretisch sowohl wie experimentell die Grundlagen geschaffen hat. Um seine Versuche möglichst einfach und leicht deutbar zu gestalten, machte er seine experimentellen Eingriffe zunächst an Eiern in den ersten Anfängen der Entwicklung. So tötete er die eine der beiden ersten Furchungszellen des Froscheies mit der glühenden Nadel ab und liess die überlebende Zelle sich weiter entwickeln, ohne sie von der toten zu trennen. Das Resultat war eine in der Medianlinie abschneidende Halblarve, ein Hemiembryo lateralis, wie er es nannte. Tötete er nach Vollendung der zweiten Furchung zwei der vier vorhandenen Zellen ab, so erhielt er, je nach der Auswahl der beiden Zellen (natürlich stets nebeneinander liegende), das einemal wieder einen Hemiembryo lateralis, das anderemal einen Hemiembryo anterior oder schliesslich einen Hemiembryo posterior. In analoger Weise gelang es ihm sogar, einen Viertelembryo zu entwickeln und nach Entfernung einiger Zellen der Morula erhielt er Embryonen mit einem zirkumskripten Defekte an bestimmter Stelle. Es hielt also jede überlebende Zelle, unbeirrt durch den Eingriff, ihren vorher bestimmten und auch für uns im voraus bestimmbaren

[1]) Ich glaubte, gerade deshalb eine etwas eingehende theoretische Rechtfertigung der Annahme der selbständigen Differenzierung voranschicken zu müssen, weil meiner Ansicht nach damit die letzten Bedenken gegen dieselbe verscheucht werden. Die entgegengesetzte Anschauung, die alleinige Annahme der abhängigen Differenzierung, erscheint nämlich bei nicht ganz eingehender Betrachtung theoretisch befriedigender, während die Resultate der experimentellen Untersuchungen durchaus gegen sie sprechen.

Entwicklungsgang inne. Auf Grund dieser Versuche stellte Roux folgenden Satz auf: „Die Entwicklung der Froschgastrula und des zunächst daraus hervorgehenden Embryo ist von der zweiten Furchung an eine Mosaikarbeit, und zwar aus mindestens vier vertikalen sich selbständig entwickelnden Stücken.“[1]) Es erhält also jede der vier Zellen auf ihren Entwicklungsgang die geeigneten Kräfte mit, um sich unabhängig von Korrelationen zu anderen Zellen bis zu einer gewissen Stufe zu dem Teile des Embryo zu entwickeln, welchem sie normalerweise den Ursprung zu geben hat. Es liegt also in dieser Periode der Entwicklung für jedes Viertel des Embryo Selbstdifferenzierung vor. Im weiteren Verlaufe ergänzten sich allerdings die Teillarven zu ganzen Larven. Dies erklärt sich nach Roux folgendermassen: Die embryonale Zelle besitzt Kräfte, welche die Entwicklung zu einem bestimmten Teile des Organismus bewirken, — alle Zellen, mögen es embryonale oder solche des erwachsenen Tieres sein, tragen in sich schlummernd (in mehr oder minder hohem Grade die Fähigkeit der Regeneration, d. h. die Fähigkeit andere, fehlende Teile zu ergänzen. Diese kommt zur Entfaltung durch einen Einfluss von aussen, durch das Fehlen normalerweise vorhandener Nachbarzellen oder -organe. Man kann daher diesen Vorgang vielleicht als abhängige Differenzierung, aber nicht als abhängige Entwicklung bezeichnen, weil die Regeneration an und für sich mit der Entwicklung nichts zu tun hat und in ganz gleicher Weise beim erwachsenen Tiere stattfindet.

O. Hertwig, der die Existenz einer selbständigen Differenzierung noch heute leugnet, trennte die Furchungskugeln von Seeigeleiern durch Schütteln und erhielt darnach Ganzbildungen, die nur entsprechend kleiner waren. Die betreffende Furchungszelle liess also nur dann einen halben Embryo entstehen, wenn die andere Hälfte daneben

[1]) Sehr mit Unrecht ist diese vorsichtige und sehr zurückhaltende Behauptung Roux' als „Mosaiktheorie“ heftig bekämpft worden.

vorhanden war, entwickelte sich dagegen zum ganzen Embryo, wenn jene fehlte. Während nun Roux die Entstehung der ganzen Larve aus dem Teile als Regeneration auffasst, die einen sekundären, mit der Entwicklung nicht in Zusammenhang stehenden Vorgang darstellen soll, sieht Hertwig in der Entstehung der Ganzlarven den Entwicklungsvorgang selbst. Roux' Experimente will er so erklären, dass dort die eine vermeintlich abgetötete Hälfte lediglich in der Entwicklung zurückbliebe und dann später die andere wieder einhole.

Die letzte Erklärung würde schon ein hohes Mass von Selbständigkeit der Entwicklung für beide Hälften zugestehen, da ja darnach die eine sich sehr weit entwickeln kann, während die andere zwar vorhanden, aber am Beginne der Entwicklung stehengeblieben ist. Andererseits konnte Roux es wirklich demonstrieren, dass die eine Hälfte in totes Material umgewandelt war, und die Bildung der entsprechenden Körperhälfte von den Zellen der gesunden ausging. Schliesslich erhielten andere Forscher auch nach Trennung der Furchungszellen durch Schütteln, also ohne Anlagerung eines toten Teiles ähnliche Teilbildungen wie Roux. Ja, die Natur machte sogar dasselbe Experiment: nach Stürmen fand man im Meere Teillarven, deren Entstehung wohl nur so vorzustellen ist, dass durch die heftige Bewegung des Wassers, wie beim Schütteln, Furchungszellen von einander getrennt worden waren.

Hertwigs Resultate lassen sich dadurch erklären, dass in diesen Fällen die Regeneration sehr zeitig eintrat; vielleicht mit dadurch, dass Hertwig die Anfänge der Weiterentwicklung nicht genau genug beobachtete oder an dem betreffenden Materiale beobachten konnte.[1]) In Roux' Versuchen kam dagegen die selbständige Entwicklung

[1]) Roux will sogar an der Hand von Hertwigs Abbildungen nachweisen, dass bei dessen eigenen Versuchen zuerst Teilbildungen entstanden, die Hertwig nur nicht als solche erkannte.

längere Zeit ungestört zur Geltung, weil durch die Anlagerung der toten Masse an die lebende Hälfte die Regeneration besonders lange hintangehalten wurde.

Es sind überhaupt bei der ganzen Streitfrage die für die Selbstdifferenzierung ins Feld geführten Experimente beweisend, dagegen bleibt bei allen die entgegengesetzte Anschauung stützenden Versuchen die Möglichkeit, die vermeintlichen Erscheinungen abhängiger Entwicklung als sekundäre Vorgänge (Regeneration oder Postgeneration) aufzufassen.

In diesem Sinne sind auch die sonstigen Versuche zu deuten, welche auf diesem Gebiete einerseits von Roux' Anhängern, besonders von Born, andererseits von Hertwig, Driesch u. a. gemacht worden sind. Die Experimente beschränkten sich nicht immer auf die ersten Furchungsstadien, sondern es wurden auch bei fortgeschrittener Entwicklung Teile entfernt. Erwähnt sei als Beispiel Roux' Ausschneidung der Medullarplatte; die vom übrigen Körper völlig isolierte Medullarplatte schloss sich in normaler Weise zum Medullarrohre.

Ebenso zeugen die zahlreichen Befunde bei Missbildungen für eine weitreichende Selbständigkeit der Entwicklung. Die beste Illustration hierfür bietet das von Eckhardt beschriebene „Hemitherium anterius", das ganz an die experimentell erzielten Hemiembryonen erinnert; es ist dies eine von einer Kuh geborene Missbildung, welche äusserlich genau die vordere, wie mit dem Messer abgeschnittene Hälfte eines ausgetragenen Kalbes darstellt; das Amnion entsprang an dem äusseren Defektrande. Aus der menschlichen Pathologie gehören hierher u. a. die Embryome und Teratome, in denen sich mannigfaltige hochdifferenzierte Gewebe vorfinden, ohne dass im geringsten der normale Zusammenhang vorhanden wäre.

Nachdem die weitgehende Bedeutung der Selbstdifferenzierung, wenigstens für eine frühe Entwicklungsperiode

für uns sicher gestellt erscheint und auch von den meisten Autoren anerkannt wird, ist es wünschenswert, den örtlichen oder zeitlichen Umfang derselben von dem der abhängigen Differenzierung schärfer abzugrenzen. Da jede Abhängigkeit in der Differenzierung ihre letzte Ursache in einer Beziehung zur Funktion hat, da wahrscheinlich die abhängige Differenzierung erst einsetzt, wenn die Teile irgendwie zu funktionieren beginnen, so hat man diese Periode als funktionelle Entwicklung, die vorausgehende Periode der Selbstdifferenzierung, wo erst Organe so weit entwickelt werden, dass eine Funktion stattfinden kann, als organogenetische Entwicklung bezeichnet.

Die Grenze dieser beiden Entwicklungsperioden liegt nun bei den verschiedenen Tierspezies, ja bei den verschiedenen Teilen eines Organismus an verschiedenen Zeitpunkten der Entwicklung. Für diejenigen Organismen, welche ein Centralnervensystem besitzen, glaubte man der abhängigen Differenzierung schon auf frühem Stadium ein weites Feld einräumen zu müssen. Sobald das Centralnervensystem einigermassen ausgebildet wäre, sollte eine durch das letztere vermittelte Abhängigkeit der Entwicklung aller Organe eintreten; das Nervensystem sollte nämlich in weitgehendem Maße eine die Gesamtentwicklung regulierende Funktion ausüben und somit die Korrelationen zwischen allen andern Organen vermitteln. — Diese Auffassung ist durch bereits eingangs erwähnte Untersuchungen, die in erster Linie von Schaper angestellt wurden, widerlegt worden. Schaper legte am Centralnervensystem junger Amphibienlarven bedeutende Defekte an, ohne dass die Entwicklung dadurch wesentlich gestört wurde. In einem Falle entfernte er durch einen Schnitt einen so grossen Teil des Kopfes, dass das gesamte Gehirn nebst der Medulla oblongata beseitigt wurde; im Verlaufe der weiteren Entwicklung verfiel dann noch das Rückenmark einer Degeneration, sodass das ganze Centralnervensystem funktionell ausgeschaltet war. Die Larve lebte weiter, alle übrigen Organe entwickelten sich völlig normal und in normaler gegenseitiger Lagebeziehung;

und zwar erfuhren in dem betreffenden Entwicklungsabschnitte nicht nur vorhandene Organe bedeutende Umgestaltungen und erhebliche Vergrösserung, sondern neue Organe und neue Gewebsformen entstanden während dieser Zeit aus dem indifferenten Bildungsmateriale. Die Entwicklung schritt also ohne Centralnervensystem ungestört fort.

An diese Untersuchungen schliessen sich unsere Experimente, bei denen an jungen Froschlarven beide Augenblasen zerstört wurden, insofern eng an, als ja die Netzhaut ebenfalls einen Gehirnteil darstellt und durch ihre Entfernung zugleich andere Abschnitte des Gehirns funktionell in Wegfall kommen. Es wurde damit ein Hirnteil als funktionelles Ganzes vollständig und isoliert entfernt und damit ein ganzer physiologisch zusammengehöriger Abschnitt des Nervensystems absolut sicher ausser Funktion gesetzt. Sehr wesentlich ist, dass es eins der höheren Sinnesorgane war, welches dem in der Entwicklung begriffenen Tiere geraubt wurde. Es wurde so (im Gegensatz zu den oben erwähnten Versuchen) der periphere mit dem Hirnteile in Verbindung stehende Abschnitt vollständig mit beseitigt. Zu untersuchen sind nach dieser Operation Veränderungen, welche sich erstens am früheren Sitze des Organs, zweitens an den mit ihm in Beziehung stehenden centraleren Teilen, dem Gehirne, und drittens am übrigen Organismus der Tiere finden.

Versuche.

Bei 16 Larven von Rana fusca von 15—16 mm Länge (22 Tage alt), wurden mit der glühenden Nadel beide Augenanlagen ausgebrannt.

Die Larven haben zur Zeit der Operation einen gut entwickelten Schwanz mit breitem Flossensaume. Am Kopfe sind die Augen deutlich sichtbar, durch die Bauchhaut schimmern die Därme durch. Das knorplige Primordialcranium befindet sich in dem der Länge entsprechenden Entwicklungszustande (vgl. die Modelle von Ernst Gaupp). Am Gehirn ist das Lumen der beiden Vorderhirnventrikel

ziemlich weit, das Foramen Monroi stellt eine weite Kommunikation der drei Ventrikel dar. Das Zwischenhirn zeigt bereits starke Verdickung der seitlichen Wandungen. Am Mittelhirn fehlt noch die kuglige Vorwölbung der Hemisphären, die Lumina sind weit und kommunizieren breit miteinander. Das Dach ist, besonders in der mittleren Hälfte, noch recht dünn. Die Wand ist in der ganzen Dicke von Kernen erfüllt, von einer Sonderung der Schichten ist keine Spur vorhanden. Die Augenanlagen besitzen bereits eine Linse; das hintere Linsenepithel ist zu den Linsenfasern ausgewachsen. An der Netzhaut erkennt man an dem hinter dem Äquator gelegenen Teile Limitans interna, ganglióse Schicht, innere Moleculärschicht; darauf folgt eine breite Körnerschicht, dann die Stäbchen und Zapfen. In der breiten Körnerschicht ist nur in der Nähe des hinteren Augenpoles die Einschiebung einer äussern Molekulärschicht und damit eine Abtrennung der äusseren Körnerschicht angedeutet. In der Gegend des Äquators und vor demselben ist die ganze Wand von Kernen erfüllt und keine Scheidung der Schichten zu sehen. Vor der Hornhaut zieht die Haut ohne Unterbrechung oder Lidbildung hinweg. Der Nervus opticus bezw. Augenblasenstiel zeigt in seinem centralen Drittel noch ein weites Lumen, das mit dem Zwischenhirnventrikel in Verbindung steht. Die Augenmuskulatur ist noch sehr wenig entwickelt.

Direkt nach der Operation wurde die eine Hälfte der Tiere in Locke's isotonische Salzlösung,[1]) die andere in

[1]) Diese von F. S. Locke angegebene physiologische Salzlösung wurde von Schaper bei operativen Versuchen an Amphibienlarven angewandt und hat sich als Aufzuchtmedium für operierte Larven ausgezeichnet bewährt. Die Lösung ist folgendermassen zusammengesetzt:

in durch Kochen keimfrei gemachtem destilliertem Wasser werden gelöst:

Chlorcalcium (wasserfrei)	0,02 %
Chlorkalium	0,01 %
Chlornatrium (für Amphibien) . .	0,6 %
(für Säuger	0,9 %)
Natrium bicarbonicum . . .	0,01—0,03 %

0,6%ige Kochsalzlösung übertragen. Die Larven lagen zunächst regungslos da (Operations-Shock). Bald begannen sie jedoch sehr lebhafte ataktische Schwimmbewegungen zu machen; es waren hauptsächlich Drehbewegungen um die Längsachse. Die Bewegungen fanden sowohl spontan als auch auf äusseren Reiz statt. — Am Tage nach der Operation waren die in physiologische Kochsalzlösung übertragenen Larven sämtlich tot, die in Lockesche Flüssigkeit übertragenen entwickelten sich weiter, zeigten stets grosse Beweglichkeit und blieben in der Grösse hinter gleichaltrigen normalen Larven derselben Ablage nicht zurück. In die Metamorphose traten die operierten Larven sämtlich etwas später ein als die normalen Vergleichsexemplare. Nach Eintritt in die Metamorphose wurden die Versuchstiere ins Terrarium übertragen. Die jungen Frösche mussten in sehr mühseliger Weise durch Hineinstopfen des Futters (Froschfleisch) bis in den Schlund künstlich gefüttert werden.

In Abständen wurde je ein operiertes Tier in Zenkerscher Flüssigkeit fixiert, und zwar immer zugleich mit einer normalen Vergleichslarve. So wurden folgende vier verschiedene Stadien zur weiteren Untersuchung konserviert:

1. Stadium. Larve ohne Extremitäten; 37 Tage nach der Operation.

2. Stadium. Larve in der Metamorphose begriffen, mit vorderen und hinteren Extremitäten, Schwanz noch vorhanden; 50 Tage nach der Operation.

3. Stadium. Junger Frosch, unmittelbar nach Beendigung der Metamorphose; 64 Tage nach der Operation. Das Tier ist bei der künstlichen Fütterung erstickt.

4. Stadium. Junger Frosch; 95 Tage nach der Operation. Das Tier ist bei der künstlichen Fütterung erstickt und wird erst am Tage darauf fixiert.

— Die Experimente wurden von Herrn Prof. Schaper ausgeführt, der auch die Larven aufzog und fixierte. Das

wertvolle Material wurde mir von Herrn Prof. Schaper in dankenswerter Weise zur Bearbeitung überlassen. —

Die operierten und die Vergleichstiere wurden nach vorheriger photographischer Aufnahme im Stücke mit Carmalaun gefärbt, in Paraffin eingebettet und in Querschnittserien von 10 μ Dicke zerlegt. Bei den Tieren des dritten und vierten Stadiums wurde noch nachträglich an den für die Opticusbahnen in Betracht kommenden Serien eine Markscheidenfärbung nach der Methode von Plessen-Rabinovics vorgenommen. Von Schädel und Gehirn des Versuchsfrosches des dritten Stadiums wurde ein Wachsmodell nach der Methode Born angefertigt.

Befunde.

In der Augengegend fällt bei allen operierten Tieren der Mangel des Organs sofort auf. An der Stelle des Auges ist die normalerweise vorhandene Vorwölbung ganz abgeflacht. Der ganze Kopf ist daher in der Augenregion, also in seinem vordersten Abschnitte verschmälert und erhält dadurch eine eigentümlich zugespitzte Form. Die sonst das Auge in regelmässiger Linie umgebenden Seitenorgane sind durch einige wenige unregelmässig angeordnete ersetzt, während am übrigen Körper dieselben in normaler Weise vorhanden sind.

Das mikroskopische Studium der Querschnitte zeigt, dass infolge der eben erwähnten Abflachung trotz des Mangels der Augen nur eine relativ kleine Lücke zwischen den umgebenden Teilen auszufüllen blieb. Grösstenteils wird das Fehlende durch lockeres Mesenchymgewebe ersetzt. — An der knorpligen Umhüllung des Gehirns, welche grossenteils auf dem Querschnitte in U-förmiger Gestalt erscheint, da die dorsale Wand noch fast vollkommen häutig ist, erscheint die seitliche Wand auf allen Stadien nach aussen umgebogen, sodass der normalerweise rechte Winkel zwischen seitlicher Wand und Basis zu einem stumpfen wird. Dadurch wird die Augenlücke verkleinert, wogegen der Zwischenraum zwischen Gehirn und Schädelwand grösser

wird. Bei der Larve des ersten Stadiums (bei den späteren Stadien kam dies infolge der Weiterentwicklung des Craniums nicht mehr so zum Ausdruck) ist ferner der Processus muscularis des Quadratum ebenso wie die nach hinten an ihn sich anschliessende Platte des Quadratum nach aussen umgebogen. Die Verbiegung gestattet zugleich der medial und etwas oberhalb vom Quadratum gelegenen Muskelmasse stärker gegen die Augenlücke vorzuspringen. — Vorn trägt zur Verkleinerung der letzteren auch eine Verdickung der hinteren Nasenkapselwand pars plana bei. — Teilweise wölben sich auch die seitlichen Partien des Mundhöhlendaches gegen die Lücke hin vor.

Die Haut zieht, ohne in ihrer Beschaffenheit eine Veränderung zu zeigen, über die Stelle, wo das Auge sitzen soll, hinweg. Unter der Haut liegen in dieser Gegend starke kuglige und unregelmässig geformte Pigmenthaufen.

Bezüglich der Augenmuskeln ist als bemerkenswert zu konstatieren, dass sie bei dem ersten und zweiten Stadium fast in normaler Weise vorhanden sind. Die spärliche Muskulatur in der vorderen Orbita, wo der Platz des Auges ist (namentlich levator bulbi), ist gegen den leeren Orbitalraum zu verzogen. Auf den späteren Stadien finden sich daneben noch zerklüftete Faserbündel, die offenbar von den von hinten kommenden Muskeln abnorm weit nach vorn gewachsen sind. Im hinteren Teile der Augenhöhle finden sich bei den ersten Stadien alle vom Schädel nach vorn ziehenden Augenmuskeln gut entwickelt; sie enden frei, ein Stück weiter nach vorn in der Orbita, zum Teile seitlich, dicht unter der Haut. Dagegen lassen sich bei den späteren Stadien die verschiedenen Muskeln nicht deutlich sondern, und die Bündel sehen zerklüftet aus.

Bei den Versuchstieren des ersten, zweiten und dritten Stadiums entdeckt man in der Orbita ein Gebilde, das wohl von einem durch die Operation verschonten Reste der Augenanlage abstammt. Sein Aussehen ist sehr verschieden, sogar auf beiden Seiten eines und desselben Tieres, erinnert aber bei allen stellenweise an den Bau

der Netzhaut. Für die Fälle, in denen das Gebilde am bedeutendsten entwickelt ist, trifft folgende Schilderung zu: ein auf dem Querschnitte rundes oder länglichrundes Gebilde erstreckt sich in apical-caudaler Richtung (beim Stadium 2: Länge 350 μ, Durchmesser 120 μ); in der Mitte radiär gestellte Fasern, darum eine Zone von Kernen, dann eine molekuläre Zone, dann wieder Kerne. Mit dem Gehirn steht das Gebilde in keiner Verbindung.

Die knorplige Schädelkapsel zeigt in allen Fällen eine dem Foramen opticum entsprechende nur durch Bindegewebe ausgefüllte Lücke. Jedoch ist dieses Foramen teilweise bedeutend gegen die Norm verkleinert (Stadium 3, vergl. Modell).

Von einem Nervus opticus ist an der Hirnbasis nur auf dem ersten Stadium noch eine Spur zu entdecken. Hier tritt beiderseits von der Gegend des Chiasmas ein anscheinend aus langgestreckten, spindelförmigen Zellen bestehender Strang von $^1/_3$ der Dicke des normalen Opticus dieses Alters hervor, und verliert sich seitwärts in der Nähe der Schädelwand. Der Zwischenhirnventrikel erstreckt sich in diesen Strang als feines Lumen ein kleines Stück hinein.

Das Gehirn der Versuchsfrösche erscheint äusserlich gut und fast normal entwickelt. Das Chiasma ist bedeutend, am stärksten in apical-caudaler Richtung verschmälert. Die äussere Form des Zwischenhirns, in welchem (beim normalen Frosche) vielleicht Opticusfasern enden, durch welches aber sicherlich solche hindurchziehen, ist nicht merklich verändert. Dagegen sind am Mittelhirne, welches bekanntlich die Hauptendstätte des Opticus beim Amphibium darstellt, die Veränderungen schon äusserlich merklich. Die kuglige Vorwölbung der „Lobi optici" hat einer viel flacheren Wölbung Platz gemacht, und am deutlichsten kommt dies zum Ausdrucke in dem Mangel der in der Medianen gelegenen tiefen Einsenkung zwischen beiden Hemisphären. Mikroskopisch zeigt sich die „Opticusschicht" oder das „oberflächliche Mark" der Lobi bedeutend verschmälert;

da die normalerweise vorhandene mediane Einsenkung eben dadurch zustande kommt, dass diese Schicht seitlich in beträchtlicher Dicke vorhanden ist, in der Mitte aber fehlt, so erklärt sich durch diese Verschmälerung der Schicht die Verringerung des Niveauunterschiedes, welcher nur noch in einer flachen Vertiefung zum Ausdruck kommt. Dagegen sind die übrigen Schichten des so kompliziert gebauten Mittelhirndaches gut entwickelt. Allerdings sind sie selbst bei dem entwickeltsten Stadium ebenso wie beim normalen Vergleichsexemplar noch nicht sämtlich von einander gesondert. Eine Untersuchung auf feinere Veränderungen an den einzelnen Lagen, z. B. an den verschiedenen Lagen der Opticusschicht, war an unserem Materiale nicht möglich.

Die Untersuchung des Faserverlaufes mittels Markscheidenfärbung konnte nur in beschränktem Maße Aufklärung bringen, da gerade der Opticus im Gegensatze zu den anderen Hirnnerven zum grössten Teile erst sehr spät sein Mark erhält. Wlassak teilt die Opticusfasern des Frosches in drei Gruppen ein: das Achsenbündel, das basale Bündel und das Randbündel. Das Achsenbündel entspringt von Ganglienzellen der Retina, das Randbündel von Zellen des Mittelhirns; für das basale Bündel lässt Wlassak die Frage des Ursprungs noch offen. Bei Larven und selbst bei jungen Fröschen ist nur das erstgenannte markhaltig. Dieses vermissen wir bei unseren sämtlichen Versuchstieren, während es bei der normalen Vergleichslarve des vierten Stadiums nachzuweisen ist.

Dagegen finden sich ins Zwischenhirn eingelagert Schollen, welche sich mit der Markscheidenfärbung tingieren. Es ist vielleicht vom Zwischenhirn gelieferte Marksubstanz, die infolge des Ausbleibens der Nervenfasern ohne Verwendung liegen bleibt. Ich schliesse mich mit dieser Auffassung Wlassak an, der bei Degenerationsversuchen denselben Befund erhob und ihn auf die genannte Weise erklärt.

An den nicht in unmittelbarer Beziehung zum Auge stehenden Teilen des Körpers ist fast alles unbeeinflusst. An einzelnen Exemplaren scheint das Parietalorgan besonders stark entwickelt zu sein; jedoch sind die Unterschiede gegenüber den anderen Larven zu gering, um Schlüsse zu ziehen, welche hier sehr interessante Perspektiven würden eröffnen können (vikariierendes Eintreten des Parietalauges!).

Auffällig war bei den Versuchstieren, welche sich bis zum Besitze der Extremitäten entwickelten, eine eigentümliche aufgerichtete Haltung. Die Körperachse bildete mit der Horizontalen nicht wie normal einen Winkel von wenigen Graden, sondern von fast 45°.

Verwertung der Befunde.

Dass die Operation von den Larven gut vertragen wurde und die Wunde vorzüglich verheilt ist, stimmt überein mit den früheren Erfahrungen Schapers u. a., dass selbst viel eingreifendere Operationen gut überstanden werden.

Der oben erwähnte kleine von der Glühnadel offenbar verschonte Teil der Augenanlage, der ausser Zusammenhang mit dem Gehirne steht, ist in seiner histologischen Struktur zum mindesten erhalten geblieben. Ob und wie weit er sich weiter entwickelt hat, lässt sich leider nicht feststellen, da wir nicht wissen, wie gross und welche Schichten umfassend das durch Zufall übrig gebliebene Stück gewesen ist.

Dass von der Augenmuskulatur, die hier so ganz zwecklos erscheint, so viel erhalten geblieben ist, ja dass sie sogar im Verlaufe der Versuche zuerst noch beträchtlich mitgewachsen ist, erscheint recht auffallend. Da auf unseren Entwicklungsstadien beim normalen Tiere diese Muskeln längst funktionieren, so möchte ich annehmen, dass sie beim operierten Tiere sich nicht durch Selbstdifferenzierung weiter ausgebildet haben, sondern dass ihre Ent-

wicklung bereits durch das Centralnervensystem, mit dem sie durch ihre Nerven in Verbindung stehen, geleitet ist. Eine Rückwirkung der Funktionslosigkeit dieser Muskeln auf das Centralnervensystem und infolgedessen ein Entwicklungsstillstand und schliesslich eine Rückbildung dieses Organkomplexes beginnt anscheinend erst beim dritten und vierten Stadium unserer Tiere einzutreten. Es differenziert sich also hier die Muskulatur abhängig vom Nervensystem, dagegen differenzieren sich Muskulatur und Nervensystem unabhängig vom Auge, also dem Organ, an welchem die Muskulatur anzugreifen hat (wenigstens in der ersten Zeit der Entwicklung).

Die Lücke in der knorpligen Schädelkapsel für den Nervus opticus ist unabhängig entstanden, ohne dass ein Nerv durch sie durchträte. Auf den späteren Stadien tritt allerdings nach dieser unabhängigen Differenzierung die Wirkung von Korrelationen auf, indem das Foramen opticum sehr klein bleibt. Auch andere knorplige Teile sind beeinflusst — Verdickung der pars plana der Nasenkapsel und Verbiegung des Quadratum zur Verkleinerung der durch den Defekt gesetzten Lücke. Zu beachten ist, dass dies alles unmittelbare lokale Beeinflussungen sind, ausgehend von Veränderungen in den statischen Verhältnissen der Umgebung. Es handelt sich demnach um keine tiefer liegenden Korrelationen.

Vom Nervus opticus ist nur auf dem Stadium 1 noch eine Spur vorhanden. Der hier vom Gehirn abgehende dünne Strang ist wohl die in Rückbildung begriffene Opticusanlage bezw. Augenblasenstiel.

Sehr wesentlich ist, dass das Gehirn unserer Tiere sich im ganzen gut entwickelt hat. Es besteht also nicht etwa eine Abhängigkeit der gesamten Gehirnentwicklung von dem Vorhandensein optischer Eindrücke. Eine Untersuchung der feinsten Details ist an unserem Materiale nicht möglich gewesen, und die Befunde hätten auch nur vermutungsweise verwertet werden können, da unsere Kenntnisse über die Funktion der feineren Teile des Froschhirns noch sehr

unvollkommen sind. Jedoch scheint ziemlich sicher, dass am Gehirn kein Teil fehlt als diejenigen Fasern, welche von der Retina aus in das Gehirn wachsen, dass alles übrige wohl entwickelt ist. So sind wahrscheinlich alle Teile, welche nur mittelbar mit der Retina in Verbindung stehen — wie z. B. die tieferen Schichten des Mittelhirndaches — ganz unbeeinträchtigt. Unter diesen Umständen ist es ziemlich selbstverständlich, dass noch ferner liegende Gehirnteile — an welchen man von vornherein bei dem grossen Einflusse, den die Lichteindrücke auf das Nervenleben des Frosches ausüben müssen, auch Veränderungen hätte erwarten können — in normaler Weise entwickelt sind. Allerdings könnten wohl hie und da geringere, für uns nicht deutliche Veränderungen da sein, wie z. B. auch das Chiasma nicht sehr bedeutend verschmälert ist, während wir hier genau wissen, dass eine beträchtliche Zahl von Fasern, nämlich alle aus der Netzhaut stammenden, fehlen; es sind offenbar die übriggebliebenen Chiasmafasern nicht entsprechend zusammengerückt und die Lücken durch Zwischensubstanz ausgefüllt.

Bei der grossen Bedeutung des Auges für den Frosch und bei dem frühzeitigen Beginne einer Funktion dieses Organes mussten wir auch am übrigen Organismus nach einem Einflusse der Operation forschen. Der Wegfall des Auges hat entschieden nicht verhindert, dass die Tiere sich in normaler Weise entwickelten; die geringe Verspätung der Metamorphose ist wohl durch die Operation als solche, ganz abgesehen von der Art des Defektes, zurückzuführen. — Die aufgerichtete Haltung der augenlosen Frösche ist vielleicht zu erklären durch den Fortfall einer normalen Schutzstellung gegen Lichteinfall und Gefahr. Oder es ist eine durch das Ausbleiben des von oben her einwirkenden Sinnesreizes bewirkte, gleichsam suchende Bewegung des Kopfes.

Wir sehen also in unseren Versuchen überall eine grosse Unabhängigkeit in der Entwicklung der einzelnen Teile. Ein

überaus wichtiges und sehr voluminöses Sinnesorgan, dessen Fehlen sogar künstliche Fütterung der Tiere notwendig machte, wurde frühzeitig entfernt, und die Tiere entwickelten sich ganz ungestört, trotzdem normalerweise eine Funktion des Organs zu dieser Zeit schon längst vorhanden gewesen wäre. Das Centralnervensystem ist bis auf die Teile, welche aus der zerstörten Augenanlage hätten hervorgehen sollen, intakt. Der Schädel ist, trotzdem das in ihn eingefügte Auge fehlt, fast unverändert. Beeinflusst sind nur diejenigen Teile, bei welchen eine Veränderung der funktionellen Beziehungen längere Zeit vorgelegen hat (z. B. Augenmuskeln auf Stadium 3 und 4), oder bei denen die funktionelle Beziehung unter unmittelbarer Berührung resp. deren Fortfall rein mechanisch gewirkt hat (z. B. foramen opticum).

Diese Tatsachen liefern einen neuen Beweis, dass beim Frosche die einzelnen Teile des sich entwickelnden Tieres Entwicklungskräfte mit auf den Weg bekommen, welche Entwicklung bis zu einem gewissen Grade durch unabhängige Differenzierung gestatten. Die Periode dieser selbständigen Differenzierung reicht hier sehr weit. Abhängige Differenzierung setzt erst spät, bei uns nur an einigen Stellen bemerkbar, ein.

Literaturverzeichnis.

1. Born, G., Über Druckversuche an Froscheiern. Anatom. Anzeiger, VIII, 1893.
2. — Über neue Compressionsversuche an Froscheiern. LXXII. Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. 1894.
3. — Über die Ergebnisse der mit Amphibienlarven angestellten Verwachsungsversuche. Verhdlg. der Anat. Ges. zu Basel. 1895.
4. — Über Verwachsungsversuche an Amphibienlarven. Arch. f. Entw. Mech., IV, 1897.
5. — Die künstliche Vereinigung lebender Teilstücke von Amphibienlarven. Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur.
6. — Über den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Arch. f. Mikr. Anat., XXIV, 1885.
7. Driesch, H., Entwicklungsmechanische Studien, I—VI. Zeitschr. f. wiss. Zool., LIII, LV.
8. — Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinideneis. Anat. Anz., 1893.
9. — Von der Entwicklungsgeschichte einzelner Accidienblastomeren. Arch. f. Entw. Mech., I, 1895.
10. — Die isolierten Blastomeren des Echinidenkeimes. Arch. f. Entw. Mech., X.
11. Edinger, Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. 2. Das Zwischenhirn. Erster Teil: Das Zwischenhirn der Selachier und der Amphibien. Abhdlg. d. Senchenberg. Naturf. Ges. Frankfurt a. M. 1892.
12. Gaupp, E., Anatomie des Frosches. 1. Abtlg., 3. Aufl.; 2. Abtlg., 2. Aufl., 1899.
13. Hertwig, O., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. Jena 1902.

14. Hertwig, O., Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Teilung der Zellen aus? Jena 1884.
15. — Über den Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Experiment. Studien am Frosch- und Tritonei. Arch. f. Mikr. Anat., XLII, 1893.
16. Pflüger, Über den Einfluss der Schwerkraft auf die Teilung der Zelle. Arch. f. d. ges. Phys., XXXI, 1883.
17. — Zweite Abhandlung, XXXII, 1883.
18. Schaper, A., Experimentelle Studien an Amphibienlarven. Erste Mitteilung: Haben künstlich angelegte Defekte des Centralnervensystems oder die vollständige Elimination desselben einen nachweisbaren Einfluss auf die Entwicklung des Gesamtorganismus junger Froschlarven? Arch. f. Entw. Mech., VI., 1898.
19. — Experimental studies on the influence of the central nervous system upon the developement of the Embryo. The Journ. of the Boston Soc. of Med. Sciences, 1898.
20. Remony Cajal, P., Investigaciones micrograficas en el encéfalo de los batráceos y reptiles. Zaragoza 1894.
21. Roux, W., Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik. Leipzig 1895.
22. — Über das Nichtnötigsein der Schwerkraft für die Entwicklung des Frosches. Arch. f. Entw. Mech., XIV.
23. — Über die Ursachen der Bestimmung der Hauptrichtungen des Embryo im Froschei. Anat. Anz., XXIII.
24. Wlassak, Die optischen Leitungsbahnen des Frosches. Arch. f. Anat. u. Phys. Physiolog. Abtlg., 1893. Suppl.

Lebenslauf.

Ich, Ernst Steinitz wurde am 25. März 1881 als Sohn des Kaufmanns Siegfried Steinitz zu Beuthen O/S. geboren. Ich besuchte von 1890—1899 das Gymnasium, und zwar 7 Jahre das Königliche Gymnasium zu Beuthen und 2 Jahre das Magdalenen-Gymnasium zu Breslau. Ostern 1899 bestand ich die Reifeprüfung. Darauf studierte ich Medizin an den Universitäten Heidelberg 1 Semester und Breslau 8 Semester, bestand Ostern 1901 die ärztliche Vorprüfung und am 20. Februar 1904 die ärztliche Staatsprüfung. Meiner aktiven Dienstpflicht genügte ich mit der Waffe und als Arzt in den Sommer-Semestern 1901 und 1904. Jetzt diene ich als Unterarzt d. R. im Leib-Kürassier-Regiment Grosser Kurfürst (Schles.) No. 1.

Während meines Studiums hörte ich die Vorlesungen der Herren:

Born †, Brefeld, H. Cohn, Czerny, Dienst, Ebbinghaus, Filehne, Kuno Fischer, Flügge, Gottstein, Groenouw, Hasse, Heine, Henke, Henle, Hensel, Herz, Hürthle, Jensen, Kast †, Kausch, Klingmüller, Koch, Krafft, Kräpelin, Krause, Kükenthal, Küstner, Ladenburg, Mann, Maurer, Meyer, v. Mikulicz-Radecki, Muther, Neisser, Peter, Ponfick, Röhmann, Schäffer, Schaper, Stahr, Stern, Sticher, Storch, Thode, Uhthoff, Wernicke.

Allen diesen Herren bin ich zu grossem Danke verpflichtet, dem ich hiermit Ausdruck verleihe. Meinen herzlichsten Dank spreche ich vor allem Herrn Professor Schaper aus, der mich während der letzten zwei Jahre meiner Studienzeit bei der Beschäftigung mit embryologischen Fragen ständig in liebenswürdigster Weise anleitete und mir für diese Arbeit nicht nur das wertvolle Material überliess, sondern mich auch bei der Bearbeitung desselben durch seinen Rat, insbesondere in technischer Beziehung wirksam unterstützte.